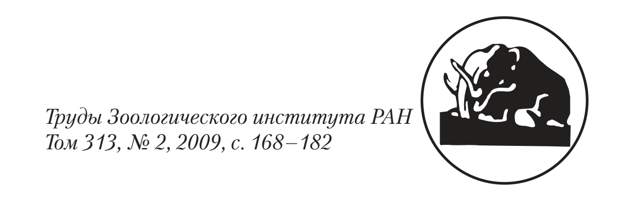
Труды Зоологического института РАН
Том 313, № 2, 2009, с. 168–182



УДК 594.381; 591.464.1

РАЗВИТИЕ КОПУЛЯТИВНОГО АППАРАТА В ПОСТЭМБРИОГЕНЕЗЕ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ТРЕХ РОДОВ СЕМЕЙСТВА PLANORBIDAE (GASTROPODA: PULMONATA)

Е.В. Солдатенко

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: sold.zoo@ mail.ru

РЕЗЮМЕ

Впервые исследовано развитие копулятивных аппаратов в постэмбриогенезе у представителей трех родов семейства Planorbidae: *Anisus vortex, Gyraulus albus* и *Choanomphalus amauronius* на лабораторном и коллекционном материале. Рассматриваются особенности формирования стилета у представителей каждого рода, дано морфологическое описание стилетов, изученных с помощью сканирующего электронного микроскопа. Обсуждается роль строения стилетов в таксономии планорбид.

Ключевые слова: морфология, стилет, постэмбриональное развитие, *Anisus*, *Choanomphalus*, *Gyraulus*

Представлена 6 февраля 2009; принята 23 апреля 2009.

POSTEMBRYONIC DEVELOPMENT OF THE COPULATIVE APPARATUS IN REPRESENTATIVES OF THREE GENERA OF THE FAMILY PLANORBIDAE (GASTROPODA: PULMONATA)

E.V. Soldatenko

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: sold.zoo@ mail.ru

ABSTRACT

Development of the copulative apparatus in the course of postembryogenesis in representatives of the three genera of the family Planorbidae: *Anisus vortex, Gyraulus albus,* and *Choanomphalus amauronius* was studied based on the laboratory reared molluscs and on the collection material for the first time. Morphological description of the stylets examined with SEM is given. Problems of the stylet formation in the studied species and genera are considered. The importance of the stylet organization for the planorbid taxonomy is discussed.

Key words: morphology, stylet, postembryonic development, *Anisus*, *Choanomphalus*, *Gyraulus*

Submitted February 6, 2009; accepted April 23, 2009.

ВВЕДЕНИЕ

Строение копулятивного аппарата служит важным признаком в таксономическом анализе многих групп моллюсков и, в частности, семейства Planorbidae Rafinesque, 1815 (Старобогатов 1958, 1967; Круглов и Солдатенко 2000; Soos 1935; Baker 1945; Hubendick 1955; Brown and Mandahl-Barth 1973; Hudec 1967; Meier-Brook 1983; Prozorova and Starobogatov 1997; Brown 1998, 2001), однако в процитированных выше исследованиях рассматривались преимущественно особенности дефинитивной стадии развития. Это не позволяет выявить детали закладки и формирования отдельных структур органа, отличить сформированные копулятивные аппараты от ювенильных, опреде-

лить моменты стабилизации дефинитивных черт и проследить закономерности развития близкородственных групп. Онтогенез половой системы изучали лишь у отдельных родов семейства – *Polypylis* Pilsbry, 1906, *Biomphalaria* Preston, 1910, *Planorbis* Müller, 1774, *Segmentina* Fleming, 1817 (Chin-Tsong Lo 1967; Jong-Brink et al. 1976; Максимова и Солдатенко 2004; Солдатенко 2007). Мейер-Бруком (Meier-Brook 1983) и Ричардсом (Richards 1962) были отмечены черты в развитии совокупительного органа представителей рода *Gyraulus* Agassiz, 1837, а Хубендиком (Hubendick 1958) предпринята первая попытка изучить формирование стилета на примере *Gyraulus* (*Carinogyraulus*) *trapezoides* Polinski, 1929 и *G.* (*C.*) *lychnidicus* Hesse, 1928. Этими авторами было показано, что с ростом копулятивного аппарата его пропорции изменяются, стилет формируется рано в препуциуме и изначально окружен эпителиальной тканью.

Данная работа посвящена изучению развития копулятивных аппаратов в постэмбриогенезе у представителей трех родов – *Anisus vortex* (Linnaeus, 1758), *Choanomphalus amauronius* Bourguignat, 1862 и *Gyraulus albus* (O.F. Müller, 1774) – для выявления сходств и различий в особенностях формирования этих органов. Это позволит получить дополнительную информацию о филогенетических связях между родами *Anisus* Studer, 1820, *Choanomphalus* Gerstfeldt, 1852 и *Gyraulus*. Поскольку представители всех исследованных групп обладают хитиновым стилетом, особое внимание было уделено формированию этой структуры, описанию особенностей ее строения у представителей каждого рода и определению ее значения в систематике планорбид.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для культивирования моллюсков в лаборатории послужили сборы автора (с 2004 по 2006 гг.) из водоемов центральной части Восточно-Европейской равнины (бассейны р. Днепр и р. Зап. Двина):

A. vortex: Смоленская обл., Дорогобужский р-н, пос. Верхнеднепровский, р. Днепр; Смоленская обл., Демидовский р-н, пос. Пржевальское, нац. парк “Смоленское Поозерье”, протока оз. Сапшо-Святец; *G. albus*: Смоленская обл., Велижский р-н, дер. Бобовая Лука, р. Межа; Смоленская обл., окрестности г. Смоленск, оз. Дубровенское.

Помимо оригинальных сборов, использовали также количественные разновозрастные пробы из коллекции ЗИН РАН:

A. vortex: № 266, Россия: Белгородская обл., Шебекинский р-н, с. Крапивное, р. Корень (бассейн р. Северский Донец), 30.08.2007, сб. О. Стародубцевой; № 269, Россия: Калининградская обл., пос. Рыбачий к югу от мыса Раситес рагас, 29.07.1966, сб. Я.И. Старобогатова.

G (*C.*) *lychnidicus*: № 2, Югославия: оз. Охрид, сб. П. Радомана (поступившие в колл. ЗИН № 247 – 1969 г. от Б. Хубендика)

Ch. amauronius: № 27, Россия: оз. Байкал, станция Маритуй, против 1-й железнодорожной будки, к западу от станции 1772, на глубинах от 3 до 5 м, грунт галька, 5.08.1926, сб. Г.Ю. Верещагина; № 91, Россия: оз. Байкал, пос. Култук против Моло на глубинах от 1 до 5 м, грунт песок, сб. 364/6, 19.07.1926, Г.Ю. Верещагина.

G. albus: № 10, Россия: Ставропольская губерния, р. Кума, колл. Фаусека; № 107, Россия: Тверская обл., Иваньковское водохранилище, 1935, сб. Ласточкина; № 163, Россия: Смоленская обл., Велижский р-н, дер. Бобовая Лука, р. Межа, 21.08.2004, сб. Е.В. Солдатенко.

Моллюсков *A. vortex* и *G. albus* культивировали в лаборатории в 2004–2006 гг. с апреля по октябрь. Через каждые пять-семь дней после выхода моллюсков из кладки несколько экземпляров фиксировали для последующей обработки.

Разновозрастных экземпляров *Ch. amauronius*, в связи с отсутствием живого материала, отбирали из коллекционных проб по увеличению размера раковины с разницей в 0.5 оборота. Таким образом были проанализированы два непрерывных ряда моллюсков с раковиной от 2.5 до 5.5 оборота.

Для извлечения копулятивного аппарата и рассмотрения его внутренних структур проводили анатомирование моллюсков. Выделенные совокупительные органы (*A. vortex* – 63 экз.; *G. albus* – 38 экз.; *Ch. amauronius* – 18 экз.; *G.* (*C*). *lychnidicus* – 2 экз.) на разных стадиях развития были заключены в постоянные тотальные препараты, которые не окрашивали. Фотографии сделаны с помощью видеокамеры для микроскопа Leica DMLS-2, графические рисунки выполнены с фотографий с полным сохранением пропорций.

Стилеты 20 дефинитивных экземпляров исследованы с помощью сканирующего электронного микроскопа HITACHI (Model S-570). Методика

обработки стилетов заимствована у П. Репсторфа (Röepstorf and Riedel 2004). Стилеты очищали слабым водным раствором гипохлорита натрия от сопутствующих тканей, промывали в дистиллированной воде, затем в 96% этаноле и высушивали на воздухе. Напыление платиной проводили в вакуумной установке ионного напыления HITACHI IB-5.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Постэмбриональное развитие копулятивного аппарата *A. vortex*

Изучение самых ранних этапов развития копулятивного аппарата *A. vortex* начали примерно с 35-го дня после выхода моллюсков из кладки (при 3.5 оборотах раковины). Обнаружить структуру, четко обособленную от прилежащих тканей, извлечь неповрежденной, зафиксировать и рассмотреть зачаток пениса с примерным местом закладки стилета (Рис. 1A, 2A) оказалось возможным только у моллюсков в возрасте 52–56 дней (раковина насчитывает 4.5 оборота). Дифференцировки копулятивного аппарата на отделы на этом этапе еще нет, внутренние стенки выстланы однослойным эпителием. В его средней части (немного проксимальнее ретрактора) клетки эпителия содержат и выделяют на поверхность желтый секрет: это – участок секреторного (железистого) эпителия по Заварзину (1976).

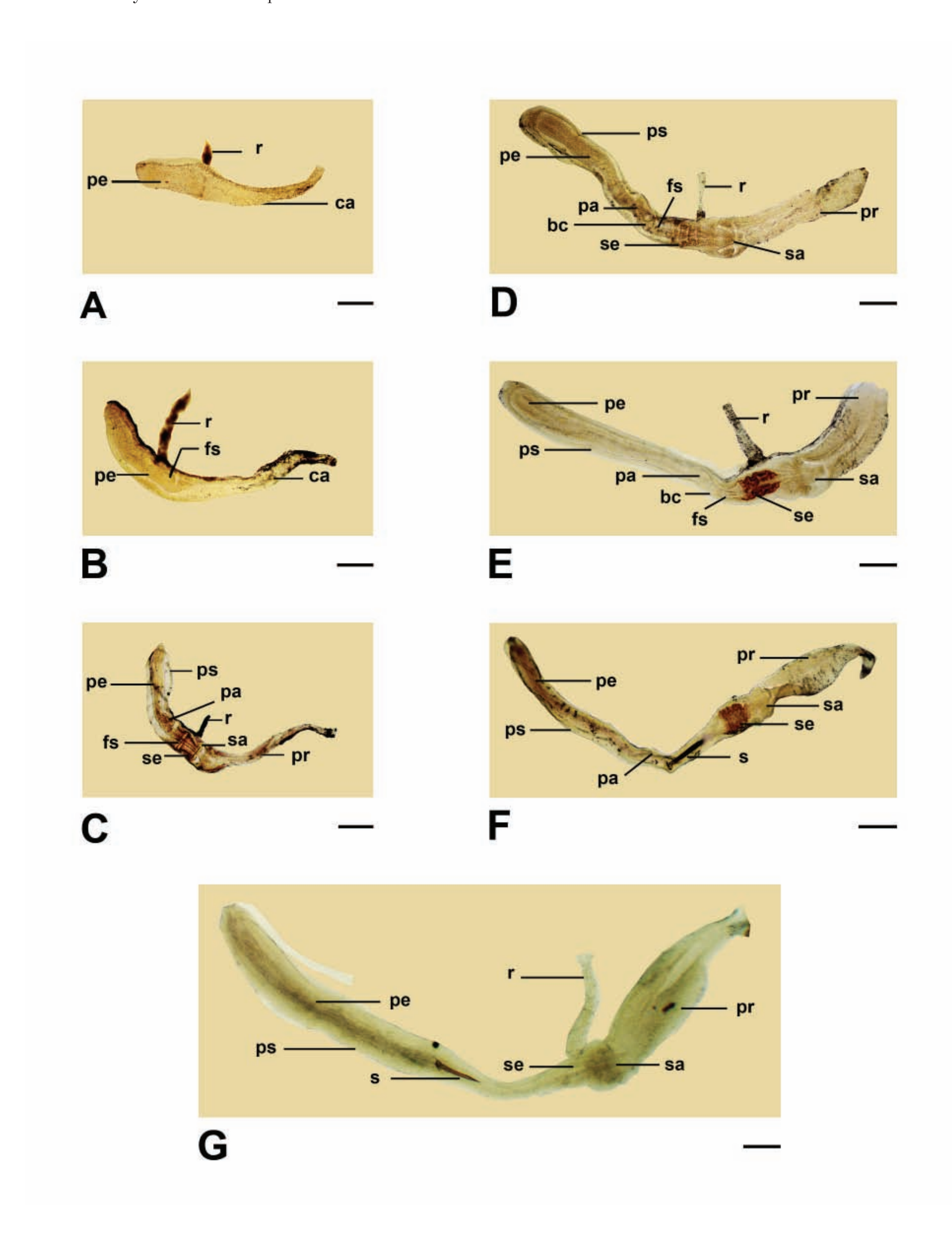
К 60–63-му дню (раковина 4.75 оборота) копулятивный аппарат увеличивается в размерах незначительно, но все внутренние структуры приобретают четкие очертания; на кончике пениса образуется углубление (Рис. 1B, 2B). В основании углубления находится группа вакуолизированных клеток, из которых одна – базальная клетка (bc) – наиболее крупная. Остальные эпителиальные клетки полости – латеральные клетки (lc) – имеют высокопризматическую форму; они образуют чехол, в котором формируется тело (полая трубка) стилета.

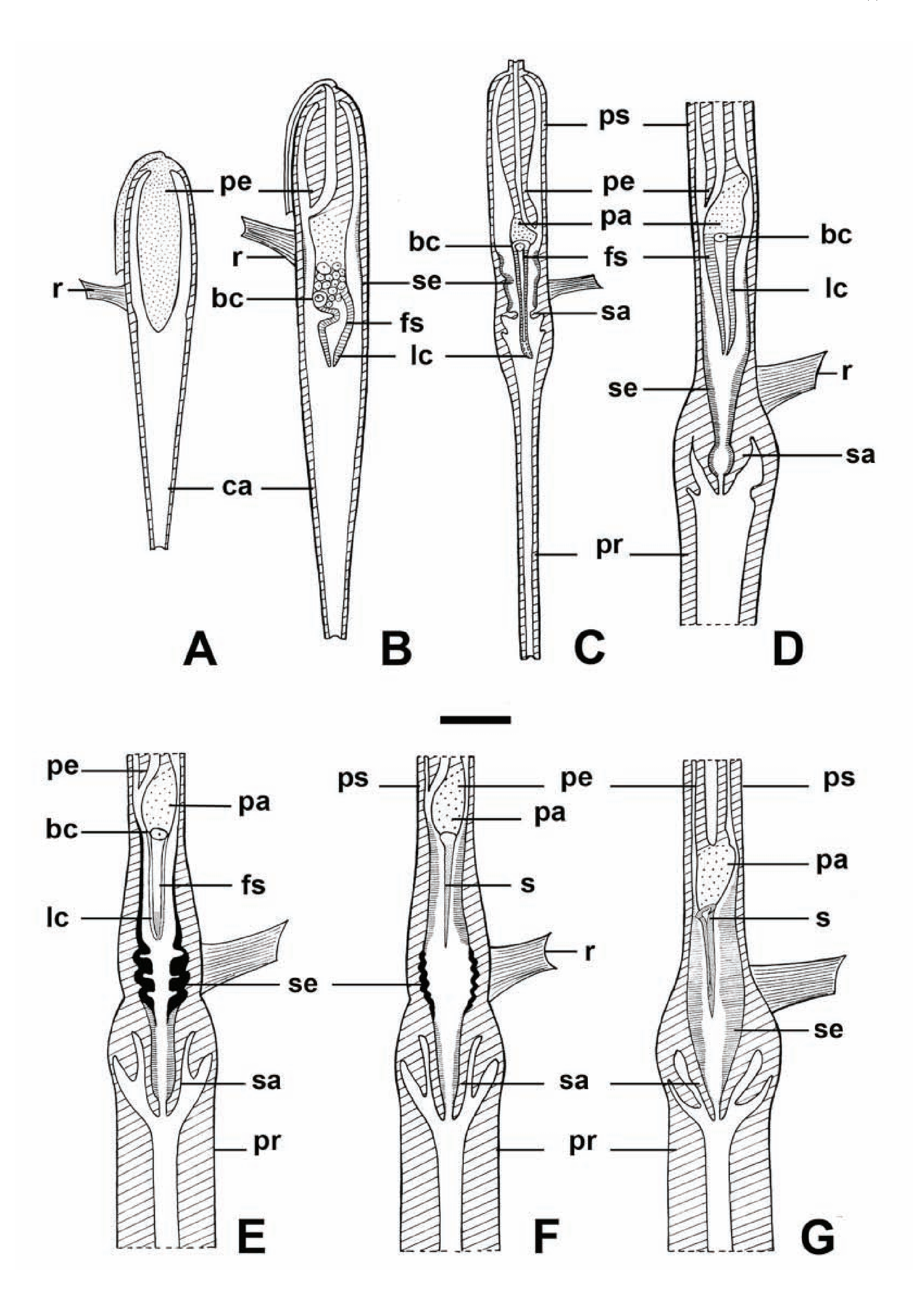
К 70-му дню (раковина 5 оборотов) размеры и пропорции мешка совокупительного органа не меняются (Рис. 1C, 2C). В районе ретрактора начинает формироваться мышечная складка (саркобеллум), делящая орган на два отдела – мешок пениса и препуциум. Мышечные стенки на этом этапе развития структуры тонкие. На всех изученных препаратах пенис в препуциуме не располагается глубже, чем показано на Рис. 2C. Секреция железистого эпителия клеток мешка пениса, окружающих место формирования стилета, усиливается. Чехол, образованный латеральными клетками, сильно удлиняется; в просвете начинает формироваться тело стилета. Уже на этом этапе обозначены окончательные размеры этой структуры (размеры стилета приведены ниже, при описании дефинитивных структур), которая может быть как прямой, так и изогнутой (Рис. 2C, 5A).

Следующая стадия (70–80 дней, примерно 5–5.50 оборота раковины) характеризуется интенсивным ростом копулятивного аппарата и формированием саркобеллумного сосочка (Рис. 1D, 2D). Размеры мешка пениса увеличиваются в 2–2.5 раза. Препуциум растет только в ширину, толщина его стенок увеличивается в 3–4 раза. Пенис с формирующимся стилетом втягивается в полость мешка, занимая положение в окружении секретор-

Рис. 1. Развитие копулятивного аппарата *Anisus vortex* в постэмбриогенезе. Тотальные неокрашенные препараты: A, B – стадия обособления копулятивного аппарата (A – отсутствие дифференцировки внутренней структуры; B – формирование внутренней полости); C – стадия разделения копулятивного аппарата на мешок пениса и препуциум (начальная стадия формирования саркобеллума); D – стадия формирования саркобеллумного сосочка; E – стадия упаковки пениса в мешке (стадия начальной хитинизации стилета); F – стадия мужской половой зрелости и хитинизации стилета; G – дефинитивная стадия.
Сокращения: bc – базальная клетка; ca – копулятивный аппарат; lc – латеральная клетка; fs – формирующийся стилет; pa – папилла; pe – пенис; pr – препуциум; ps – мешок пениса; r – ретрактор; s – стилет; sa – саркобеллум; se – секреторный эпителий. Масштаб = 0.1 мм

Fig. 1. Formation of the copulative apparatus of *Anisus vortex* in postembryogenesis. Whole-mount unstained preparations: A – stage of starting formation of copulative apparatus in the absence of differentiations of its internal organization; B – stage of formation of the internal cavity of the juvenile copulative apparatus; C – stage of formation of the division of copulative apparatus into the penial sac and prepucium (the initial stage of formation of sarcobellum); D – stage of formation of the sarcobellum papilla; E – stage of the packing of the penis into the sac (the initial stage of the stylet chitinization); F – stage of the male puberty and of the style chitinization; G – definitive stage.
Abbreviations: bc – basal cell; ca – copulative apparatus; lc – lateral cells; fs – stylet under formation; pa – papilla; pe – penis; pr – prepucium; ps – penial sac; r – retractor; s – stylet; sa – sarcobellum; se – secretory epithelium. Scale bar = 0.1 mm.


A
r
pe
ca
B
r
fs
pe
ca
C
pe
ps
pa
r
fs
sa
se
pr
D
ps
pe
fs
r
pa
bc
se
sa
pr
E
pe
pr
r
ps
pa
bc
fs
se
sa
F
pr
pe
sa
se
ps
s
pa
G
r
pe
pr
ps
se
sa
s


pe
r
ca
pe
r
bc
se
fs
lc
ps
pe
pa
bc
fs
sa
lc
pr
pa
bc
lc
r
se
sa
A
B
C
D
pe
pa
bc
fs
lc
se
sa
pr
ps
pe
pa
s
r
se
sa
pr
ps
pa
s
se
E
F
G

ного эпителия. Желтый секрет клеток эпителия становится заметным даже сквозь стенки непросветленного органа, впервые это явление отмечал Мейер-Брук (Meier-Brook 1983). Начинается хитинизация стилета в его дистальной части.

На 76–78-й день после выхода моллюсков из кладки (ориентировочно 5.25 оборота раковины) саркобеллум достигает окончательных размеров, секреторный эпителий продуцирует максимальный объем секрета, который вместе со стенками саркобеллума создает плотный футляр, фиксирующий стилет в выпрямленном состоянии (Рис. 1E, 2E). В зависимости от развития и количества клеток эпителий может быть гладким или складчатым (Рис. 5B). Чехол стилета становится тонким, базальная клетка дегенерирует; латеральные клетки теряют четкую призматическую форму, уменьшаются. Бесцветное трубчатое тело стилета начинает приобретать нежно-желтую, а позднее коричневатую окраску. Обычно пигментация стилета начинается с дистальной части, но у некоторых особей мы наблюдали пигментные пятна по всей длине стилета.

Примерно к 80-му дню (5.5 оборота раковины) копулятивный аппарат приобретает практически окончательные размеры и пропорции, пенис в выпрямленном или свернутом состоянии лежит в мешке. Стилет освобожден от клеточных масс, его трубчатая дистальная часть хитинизирована (коричневого цвета), но проксимальная часть остается неокрашенной и имеет пористую структуру. Секреция эпителия снижается (Рис. 1F, 2F). По физиологическим параметрам это – стадия мужской половой зрелости (Круглов 1980; Березкина и Старобогатов 1988), и моллюск способен копулировать в качестве “самца”.

Дефинитивная стадия развития копулятивного аппарата наступает у моллюсков в возрасте свыше 80 дней после их выхода из кладки. Окончательная хитинизация стилета наблюдалась у некоторых моллюсков уже на 80-й день, у других этот процесс завершался только к 120-му дню. Клетки секреторного эпителия дегенерируют (Рис. 1G, 2G). Размеры органа могут немного увеличиться.

Постэмбриональное развитие копулятивного аппарата *G. albus*

Изучение развития копулятивного аппарата *G. albus* было начато с 20-го дня после выхода моллюсков из кладки (при 2 оборотах раковины), так как в работе Ричардса (Richards 1962) приведены рисунки копулятивного аппарата 17-дневного флоридского моллюска рода *Gyraulus*. Обнаружить структуру (Рис. 3A) удалось только у моллюсков 45–50 дней (раковина насчитывает 2.5–2.75 оборота). Как и у *A. vortex*, дифференцировки копулятивного аппарата на отделы на этом этапе еще нет.

К 58–63-му дню (раковина 3 оборота) копулятивный аппарат увеличивается в размерах в 2 раза (Рис. 3B, 5C). Мышечные стенки органа тонкие, начинает формироваться саркобеллум. Отношение длины препуциума к длине мешка пениса составляет 1:1 – 1:1.3. Пенис с формирующимся стилетом заполняет почти всю полость копулятивного аппарата. Чехол, состоящий из латеральных высокопризматических клеток, внутри которого начинает формироваться тело стилета, определяет окончательные размеры структуры. Клетки секреторного эпителия мешка пениса начинают накапливать секрет.

Рис. 2. Схема последовательных стадий формирования стилета *Anisus vortex*: A – отсутствие видимой закладки стилета (52–56 дней после выхода моллюсков из кладки); B – дифференцировка клеточных структур на дистальном конце пениса (60–63 дня); C – стадия закладки окончательных размеров стилета (примерно 70 дней); D – стадия расположения формирующегося пениса в мешке над саркобеллумом (70–80 дней); E – начальная стадия хитинизации стилета; F – стадия хитинизации тела стилета (к 80 дню); G – полная хитинизация стилета (свыше 80 дней).
Сокращения: bc – базальная клетка; ca – копулятивный аппарат; ce – кутикулярный эпителий; lc – латеральная клетка; fs – формирующийся стилет; pa – папилла; pe – пенис; pr – препуциум; ps – мешок пениса; r – ретрактор; s – стилет; sa – саркобеллум; se – секреторный эпителий. Масштаб = 0.1 мм

Fig. 2. Scheme of the sequential stages of the stylet formation in *Anisus vortex*: A – 52–56 days after hatching of mollusks from the egg masses, the absence of the visible stylet formation; B – 60–63 days after hatching, differentiation of the cells on the distal penial tip; C – 70 days after hatching, a stage of determination of the final stylet's proportions; D – 70–80 days after hatching, a stage of location of the forming penis in the sac over the sarcobellum; E – 76–78 days, the initial stage of the stylet chitinization; F – 80 day after hatching, a stage of sclerotinization of the stylet's body; G – over 80 days after hatching, a complete stylet sclerotinization.
Abbreviations: bc – basal cell; ca – copulative apparatus; lc – lateral cells; fs – stylet under formation; pa – papilla; pe – penis; pr – prepucium; ps – penial sac; r – retractor; s – stylet; sa – sarcobellum; se – secretory epithelium. Scale bar = 0.1 mm.

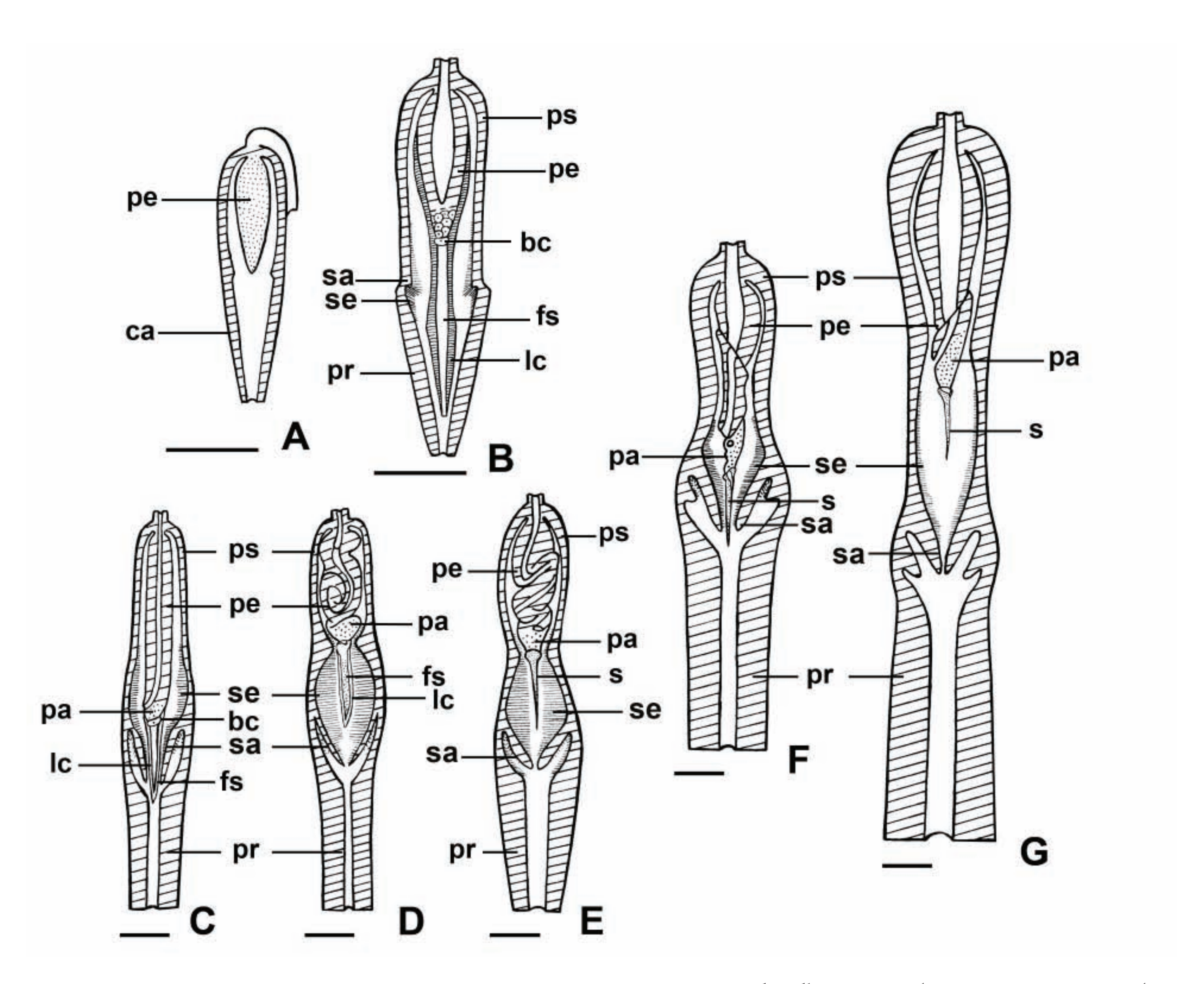


Рис. 3. Схема последовательных стадий развития копулятивного аппарата *Gyraulus albus* в постэмбриогенезе: A – стадия обособления копулятивного аппарата (отсутствие дифференцировки внутренней структуры); B – стадия разделения копулятивного аппарата на мешок пениса и препуциум (начальная стадия формирования саркобеллума); C – стадия формирования саркобеллумного сосочка; D – стадия упаковки пениса в мешок; E – стадия хининизации стилета; F, G – дефинитивная стадия.
Сокращения: bc – базальная клетка; ca – копулятивный аппарат; lc – латеральная клетка; fs – формирующийся стилет; pa – папилла; pe – пенис; pr – препуциум; ps – мешок пениса; r – ретрактор; s – стилет; sa – саркобеллум; se – секреторный эпителий. Масштаб = 0.1 мм

Fig. 3. Scheme of the sequential developmental stages of the copulative apparatus of *Gyraulus albus* in postembryogenesis: A – stage of starting formation of copulative apparatus in the absence of differentiations of its internal organization; B – stage of division of copulative apparatus into the penial sac and prepucium (the initial stage of the sarcobellum formation); C – stage of formation of the sarcobellum papilla; D – stage of the packing of the penis into the sac; E – stage of the style chitinization; F, G – definitive stage.
Abreviations: bc – basal cell; ca – copulative apparatus; lc – lateral cells; fs – stylet under formation; pa – papilla; pe – penis; pr – prepucium; ps – penial sac; r – retractor; s – stylet; sa – sarcobellum; se – secretory epithelium. Scale bar = 0.1 mm.

Примерно к 65-му дню (3.5 оборота раковины) происходит интенсивный рост копулятивного аппарата и формирование саркобеллумного сосочка (Рис. 3C). Отделы совокупительного органа растут пропорционально в длину, увеличиваясь в 2 раза. Препуциум увеличивается и в ширину за счет развития мышечных стенок. Пенис с формирующимся стилетом втягивается в полость мешка.

Примерно на 70-ый день после выхода моллюсков из кладки (4 оборота раковины) пропорции и размеры отделов не меняются, саркобеллум

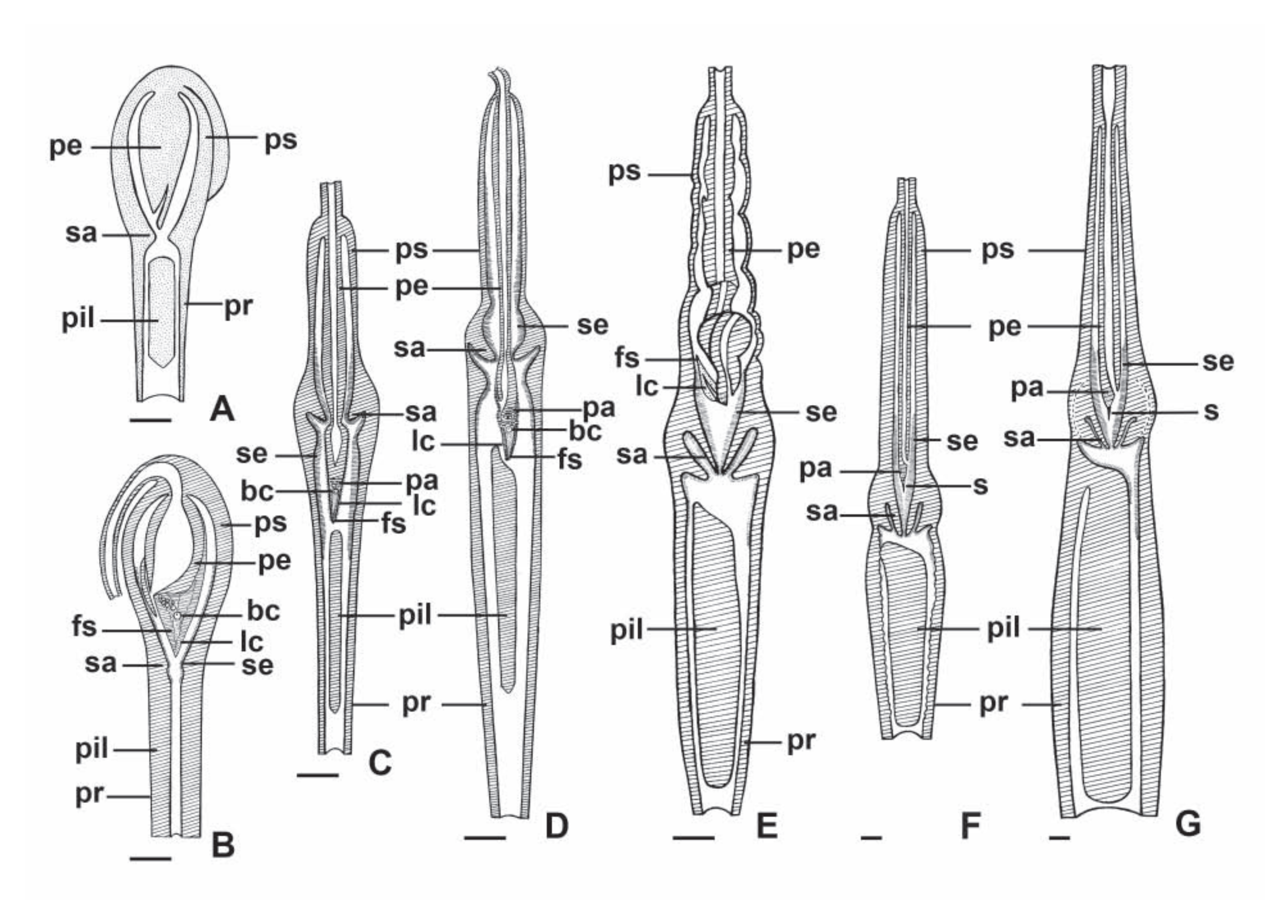


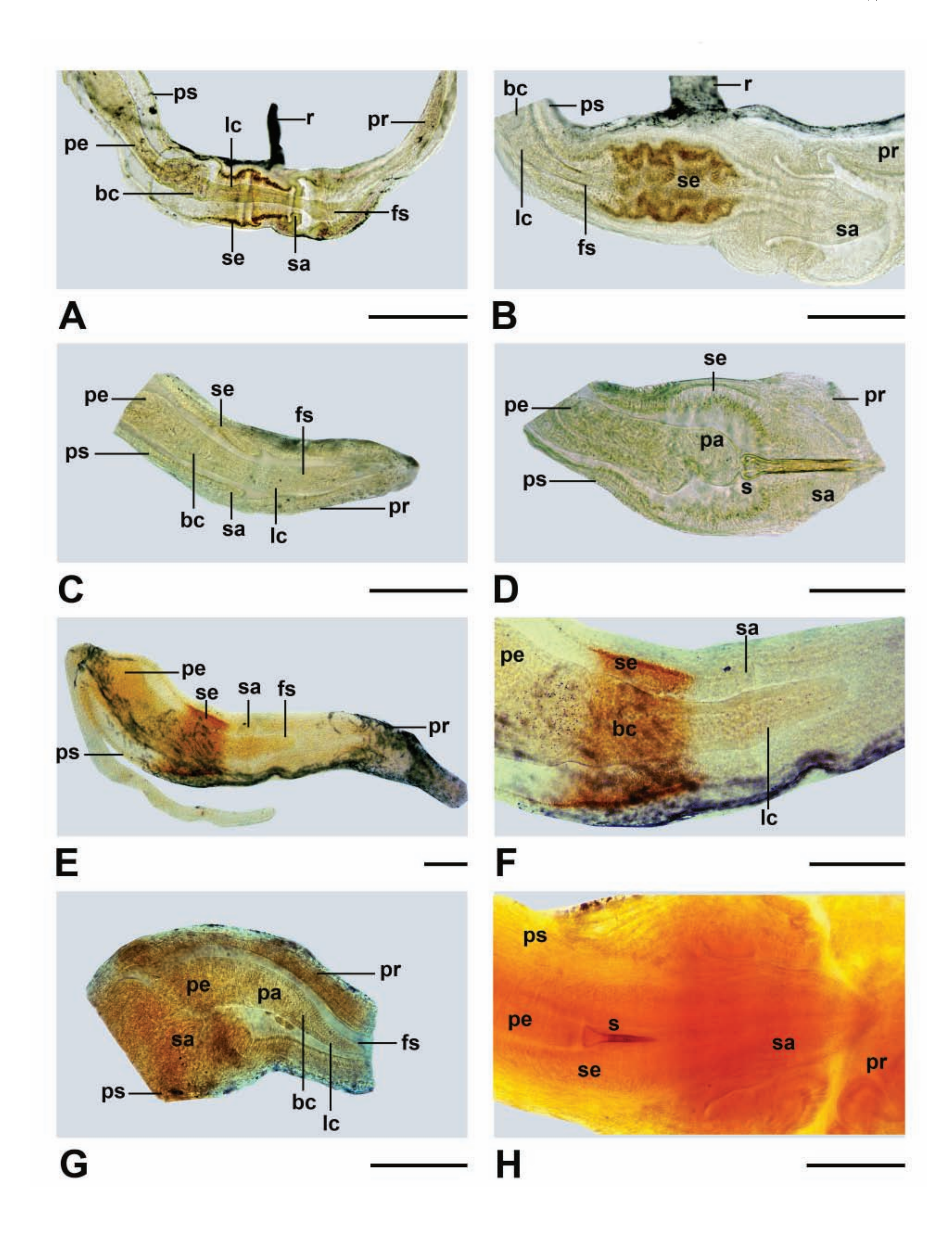
Рис. 4. Схема последовательных стадий развития копулятивного аппарата *Choanomphalus amauronius* в постэмбриогенезе: A – стадия обособления копулятивного аппарата (формирование внутренней полости); B – стадия разделения копулятивного аппарата на мешок пениса и препуциум (начальная стадия формирования стилета и саркобеллума); C, D – стадия формирования саркобеллумного сосочка; E – стадия упаковки пениса в мешок; F – стадия мужской половой зрелости и хитинизации стилета; G – дефинитивная стадия.
Сокращения: bc – базальная клетка; ca – копулятивный аппарат; lc – латеральная клетка; fs – формирующийся стилет; pa – папилла; pe – пенис; pil – пилястр; pr – препуциум; ps – мешок пениса; r – ретрактор; s – стилет; sa – саркобеллум; se – секреторный эпителий. Масштаб = 0.1 мм

Fig. 4. Scheme of the sequential developmental stages of the copulative apparatus of *Choanomphalus amauronius* in postembryogenesis: A – stage of starting formation of copulative apparatus (formation of the internak cavity); B – stage of division of copulative apparatus into the penial sac and prepucium (the initial stage of the sarcobellum formation); C, D – stage of formation of the sarcobellum papilla; E – stage of the packing of the penis into the sac; F – stage of the male puberty anb of the style chitinization; G – definitive stage.
Abbreviations: bc – basal cell; ca – copulative apparatus; lc – lateral cells; fs – stylet under formation; pa – papilla; pe – penis; pil – pilaster; pr – prepucium; ps – penial sac; r – retractor; s – stylet; sa – sarcobellum; se – secretory epithelium. Scale bar = 0.1 mm.

достигает окончательных размеров (Рис. 3D). Пенис сильно скручивается, с тем чтобы формирующийся стилет занял положение в окружении секреторного эпителия (максимальная секреция). Чехол стилета становится тонким, базальная клетка дегенерирует. Хитинизация охватывает все тело стилета.

Примерно к 75–80-му дню (4.5–5 оборотов раковины) – стадия мужской половой зрелости – пропорции копулятивного аппарата не меняются, пенис в свернутом состоянии лежит в мешке. Стилет полностью хитинизирован, секреция эпителия снижается (Рис. 3E, 5D).

Дефинитивная стадия, по-видимому, наступает у моллюсков в возрасте свыше 80 дней после выхода моллюска из кладки. Клетки секреторного эпителия дегенерируют (Рис. 3F). Размеры органа могут немного увеличиться.


ps
r
pr
lc
pe
bc
fs
se
sa
A
bc
ps
r
pr
se
lc
fs
sa
B
pe
se
fs
ps
bc
sa
lc
pr
C
se
pe
pr
pa
ps
s
sa
D
pe
se
sa
fs
pr
ps
E
pe
sa
se
bc
lc
F
pr
pe
pa
sa
fs
ps
bc
lc
G
ps
pe
s
sa
se
pr
H

Лабораторная популяция в одном бювете содержалась дольше обычного срока – до 18.12.2004. В результате эксперимента среди обычных моллюсков был получен один экземпляр, который отличался наибольшей раковиной, достиг 5.5 оборотов (диаметр раковины – 7.1 мм) и обладал нестандартными параметрами и пропорциями копулятивного аппарата (Рис. 3G).

Замечания по развитию стилета *G.* (*C.*) *lychnidicus*

При вскрытии экземпляров *G.* (*C.*) *lychnidicus* (диаметр 6 мм, 3.5–4 оборота раковины), хранящихся в коллекции ЗИН РАН и присланных ранее Б. Хубендиком, выяснилось, что все моллюски неполовозрелы. Исследование тотальных препаратов копулятивных аппаратов показало, что развитие совокупительного органа находится на стадии формирования зачатка саркобеллума при окончательных размерах стилета (Рис. 5E–F).

Постэмбриональное развитие копулятивного аппарата *Ch. amauronius*

Развитие копулятивного аппарата *Ch. amauronius* в общих чертах напоминает онтогенез органов двух выше описанных видов, но имеет свои характерные черты, которые следует отметить. Самая маленькая структура, которую удалось извлечь (раковина 2.5 оборота), имела зачатки саркобеллума и мышечную складку – зачаток пилястра. Диаметр проксимальной части органа заметно превышает таковой дистального (Рис. 4A). Другой экземпляр (раковина 2.5 оборота), обладающий несколько большими размерами, находился на следующей стадии развития – окончательные размеры будущего стилета были уже определены (Рис. 4B).

Следующая стадия (раковины примерно 3–3.5 оборота) – формирование саркобеллумного сосочка. На начальных этапах наблюдается значительный рост проксимального отдела, особенно пениса, который проникает глубоко в препуциум (Рис. 4C), а затем сильное увеличение препуциума (Рис. 4D). Секреторный эпителий покрывает значительно бóльшие участки внутренней поверхности органа, чем у *A. vortex* и *G. albus*.

Стадия упаковки пениса в мешок (4 оборота раковины) характеризуется увеличением копулятивного аппарата в ширину, сформированным саркобеллумным сосочком, максимальной секрецией железистого эпителия и началом хитинизации стилета (Рис. 4E).

При достижении раковиной примерно 4.5 оборотов половая система *Ch. amauronius* достигает стадии мужской половой зрелости. Отделы копулятивного аппарата приобретают окончательные пропорции – 1:1 (на Рис. 4F стенки препуциума сокращены, поэтому пропорции несколько иные). Наблюдается хитинизация тела стилета (Рис. 5H).

Дефинитивная стадия характерна для моллюсков с раковиной в 5–5.5 оборота. Устанавливаются окончательные размеры копулятивного

Рис. 5. Фотографии тотальных препаратов копулятивных аппаратов и их фрагментов: A – стадия формирования зачатка саркобеллума и установления окончательных размеров стилета у *Anisus vortex*; B – начальная стадия хитинизации стилета у *A. vortex*; C – стадия формирования зачатка саркобеллума и окончательных размеров стилета у *Gyraulus albus*; D – стадия мужской половой зрелости у *G. albus*; E – стадия формирования зачатка саркобеллума и окончательных размеров стилета у *G.* (*C*). *lychnidicus*; F – стадия формирования зачатка саркобеллума и окончательных размеров стилета у *G.* (*C*). *lychnidicus* при большем увеличении; G – стадия формирования зачатка саркобеллума и окончательных размеров стилета у *Choanomphalus amauronius*; H – стадия мужской половой зрелости у *Ch. amauronius* (стилет хитинизирован не полностью).
Сокращения: bc – базальная клетка; ca – копулятивный аппарат; lc – латеральная клетка; fs – формирующийся стилет; pa – папилла; pe – пенис; pr – препуциум; ps – мешок пениса; r – ретрактор; s – стилет; sa – саркобеллум; se – секреторный эпителий. Масштаб = 0.1 мм

Fig. 5. Photographs from the whole-mount preparations of the copulative apparatus and its details: A – stage of the starting formation of the sarcobellum and of the definition of the stylet's size in *Anisus vortex*; B – initial stage of the stylet chitinization in *A. vortex*; C – stage of the starting formation of the sarcobellum and of the definition of the stylet's size in *Gyraulus albus*; D – stage of the male puberty in *G. albus*; E – stage of the starting formation of the sarcobellum and of the definition of the stylet's size in *G.* (*C*). *lychnidicus*; F – stage of the starting formation of the sarcobellum and of the definition of the stylet's size in *G.* (*C*). *lychnidicus* at higher magnification; G – stage of the starting formation of the sarcobellum and of the definition of the stylet's size in *Choanomphalus amauronius*; H – stage of the male puberty in *Ch. amauronius* (the stylet is not yet completely chitinized).
Abbreviations: bc – basal cell; lc – lateral cells; fs – stylet under formation; pa – papilla; pe – penis; pr – prepucium; ps – sac penis; r – retractor; s – stylet; sa – sarcobellum; se – secretory epithelium. Scale bar = 0.1 мм.

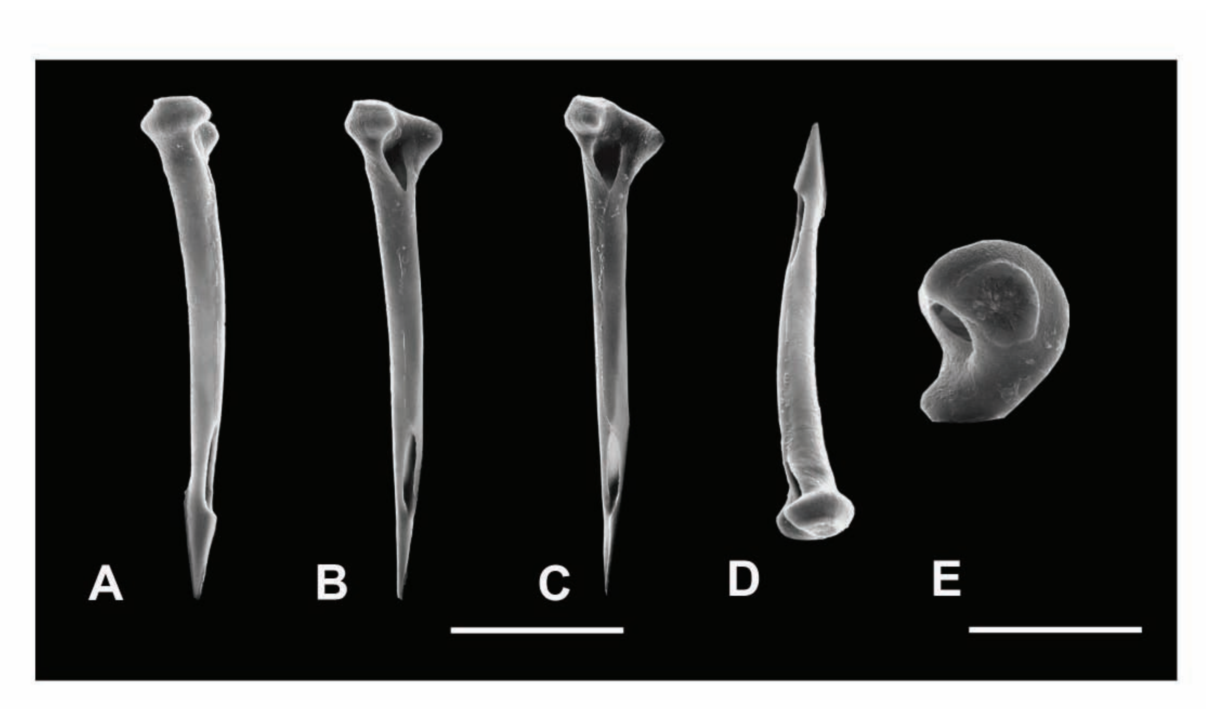


Рис. 6. Стилет *Anisus vortex*: A – вид слева; B – вид со стороны хребта; C – фронтально; D – вид с проксимального конца; E – проксимальный полюс с отверстием. Масштаб: A–D = 60 μm; E = 30 μm.

Fig. 6. Stylet of *Anisus vortex*: A – side view; B – view from the side of the middle line (ridge); C – frontal view; D – proximal view; E – proximal pole with the aperture. Scale bar: A–D = 60 μm; E = 30 μm.

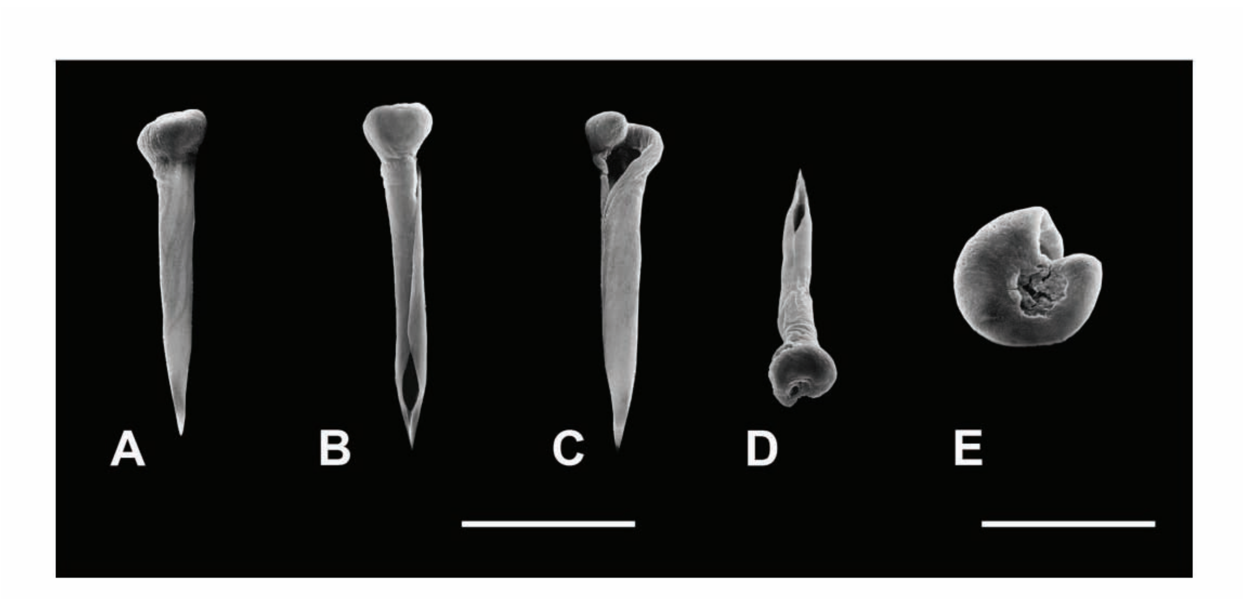


Рис. 7. Стилет *Gyraulus. albus*: A – фронтально; B – со стороны нижнего отверстия; C – со стороны верхнего отверстия; D – вид с проксимального конца; E – проксимальный полюс с отверстием. Масштаб: A–D = 60 μm; E = 30 μm.

Fig. 7. Stylet of *Gyraulus albus*: A – frontal view; B – view from the side of the ventral aperture; C – view from the side of the dorsal aperture; D – proximal view; E – proximal pole with the aperture. Scale bar: A–D = 60 μm; E = 30 μm.

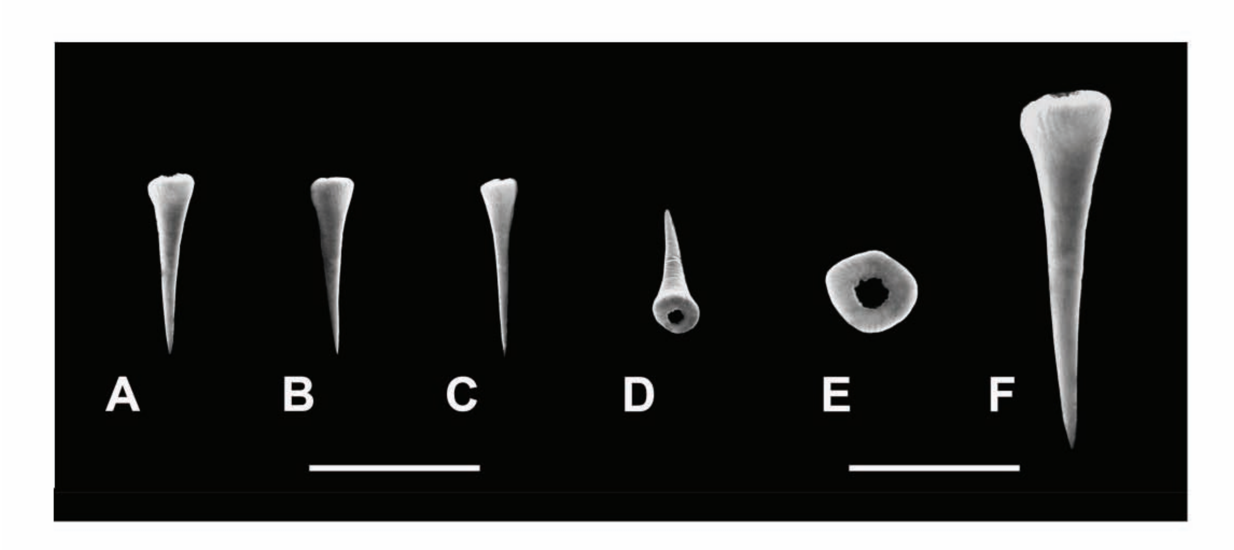


Рис. 8. Стилет *Choanomphalus amauronius*: A–C, F – вид с разных сторон; D – вид с проксимального конца; E – проксимальный полюс с отверстием. Масштаб: A–D = 60 μm; E–F = 30 μm.

Fig. 8. Stylet of species *Choanomphalus amauronius*: A–C, F – view from different sides, D – proximal view, E – proximal pole with the aperture. Scale bar: A–D = 60 μm; E–F = 30 μm.

аппарата, формируется полностью хитинизированный стилет, деградирует секреторный эпителий (Рис. 4G).

Строение стилетов *A. vortex, G. albus* и *Ch. amauronius*

Полностью сформированный стилет *A. vortex* представляет собой полую трубку длиной 160–175 μm (Рис. 6A–E). Он имеет расширенную проксимальную часть, ширина которой (30–35 μm) почти в три раза превышает ширину стилетной трубки в его средней части (11-13 μm). Стилет имеет два отверстия на противоположных концах, расположенные почти на одной линии. Дистальная часть стилета имеет ланцетовидную форму. Размеры проксимального и дистального отверстия могут сильно варьировать, а иногда между ними сохраняется узкий канал вследствие неполного замыкания стенок стилета, как это описал Бейкер (Baker 1945) для *A. leucostoma* (Millet, 1813). На верхней стороне головки хорошо видно место прикрепления к папилле в форме круга (Рис. 6E).

Дефинитивный стилет *G. albus* тоже представляет собой полую трубку, но меньшего размера (длина – 110–125 μm). Имеются два отверстия, расположенные относительно друг друга под углом примерно 180° (Рис. 7A–E).

В отличие от описанных выше структур стилет *Ch. amauronius* представляет собой изящный полый конус, имеющий только одно отверстие в верхней части (Рис. 8A–F). Размер структуры колеблется от 65 до 72 μm. Подробные описания строения стилетов *G. albus* и *Ch. amauronius* приведены ранее (Солдатенко и Ситникова 2009).

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что развитие копулятивных аппаратов *A. vortex, G. albus* и *Ch. amauronius* обнаруживает общие черты не только между собой, но и с другими представителями семейства Planorbidae (Максимова и Солдатенко 2004; Солдатенко 2007), однако формирование окончательных пропорций частей органа определяется только на последних этапах развития. Стилет же закладывается значительно раньше, и его формирование обусловлено специфичными морфогенетическими процессами, различными у каждого рода, поэтому его форма, размеры и расположение отверстий относительно друг друга определяются на стадии дифференциа-

ции внутренней полости и впоследствии остаются неизменными у всех исследованных видов. Хитинизация стилетов происходит в дистальной части мешка пениса. Формирование стилета у *A. vortex* и *G. albus*, наблюдаемое у особей, выращенных в лаборатории, и у спиртовых коллекционных экземпляров принципиально не отличалось, поэтому исследования, проведенные на спиртовом разновозрастном материале *Ch. amauronius*, можно считать достоверными. Последовательность возникновения признаков мало вариабельна как в пределах родов, так и на межродовом уровне. Некоторые наблюдаемые отклонения и несовпадения во времени проявления тех или иных признаков вполне объясняются особенностями индивидуального развития моллюсков.

Не исключено, тем не менее, что процесс формирования копулятивного аппарата и половой системы в целом протекает в природных условиях немного быстрее, чем в лабораторных. Расхождения в сроках обнаружения наименьшего копулятивного аппрата с данными Ричардса (Richards 1962) можно объяснить изучением особей разных видов, обитающих в различных условиях среды.

Обнаруженного мной особо крупного представителя вида *G. albus* следует считать крупной дефинитивной особью, а не уродливым экземпляром, так как иногда в природе, особенно в осенний период, встречаются особи свыше 6 мм в диаметре. Отклонений в строении половой системы у них не наблюдается, как и у лабораторных экземпляров.

Первая попытка изучить строение стилета у разных родов и его формирование на примере *G.* (*C.*) *trapezoides* была предпринята Хубендиком (Hubendick 1958). Автор указывает, что формирование стилета у этого вида происходит аналогично *G.* (*C.*) *lychnidicus*. При изучении неполовозрелых экземпляров последнего ему удалось выяснить, что стилет “выдвигается из эпителиальной ткани и скользит вниз, до минимальной связи с ней” (“*The first prerequisite for the change of position is a terminal rupture in the penial epithelium. Through this rupture the stylet glides down (or the surrounding epithelium glides up) and becomes more and more projecting from the tip of the penis*”) (Hubendick 1958, p. 429), что противоречит полученным нами данным. Точно так же отрицание этим автором последовательного формирования и кутикуляризации дистальной и проксимальной частей стилета не нашло подтверждения в нашем исследовании. Допущение, что развитие копулятивного аппарата *G.* (*C.*) *lychnidicus* происходит сходным образом с тем, что наблюдается у *G. albus*, на наш взгляд, преждевременно, так как подрод *Carinogyraulus* обладает многими специфичными чертами. Однозначно можно утверждать только то, что ранние этапы формирования стилета сходны с развитием этой структуры у представителей других стилетных форм и размеры формирующегося стилета (Рис. 5E–F) соответствуют размерам полностью сформированного (Hubendick and Radoman 1959, fig. 26).

Несмотря на общие закономерности формирования стилетов у всех изученных групп, необходимо отметить, что строение самих стилетов у них различное. Так, у представителей родов *Anisus* и *Gyraulus* структура стилета образуется за счет скручивания кутикулярной пластинки в трубочку, отмеченное Мейер-Бруком (Meier-Brook 1983). У первого рода – скручивание происходит в одной плоскости, без смещения, поэтому отверстия расположены на одной линии; у второго – на скручивание пластинки накладывается скручивание самой трубочки (складки под головкой стилета явно указывают на этот процесс), поэтому отверстия располагаются примерно под углом 180°. Стилет *Ch. amauronius* (как у всех представителей рода *Choanomphalus*) кардинально отличается конусовидной формой. Никаких следов скручивания пластинки обнаружить не удалось, поэтому можно предположить, что у этого рода стилет формируется путем кольцевого наращивания стенок миниатюрного конуса, возможно, изначально не имеющего полости.

Полученные результаты указывают на то, что не только наличие или отсутствие стилета является важным систематическим признаком, но не менее важными в характеристике рода являются его форма и строение. Так как пропорции частей копулятивного аппарата изменяются, а окончательные размеры формируются на более поздних статьях постэмбриогенеза и варьируют, считаю этот признак менее значимым в характеристике рода, чем строение стилета, которое определяется значительно раньше. Так, закладка структуры позволяет предполагать, что род *Choanomphalus* состоит в более отдаленном родстве от близких по структуре стилета родов *Anisus* и *Gyraulus*. Другие морфологические исследования (Стадниченко 1990; Prosorova and Starobogatov 1997; Ситникова

и Тахтеев 2006; Солдатенко и Ситникова 2009) и молекулярно-генетические данные (Albrecht et al. 2007) вполне согласуются с результатами этой работы.

БЛАГОДАРНОСТИ

В работе использована фондовая коллекция ЗИН РАН, которая имеет финансовую поддержку Миннауки и технологии РФ по Программе "Уникальные фондовые коллекций ЗИН РАН (УФК ЗИН, рег. № 2-2.20)". Автор благодарит за консультации Л.И. Амосову, Ю.В. Мамкаева, Б.И. Сиренко, А.Б. Шатрова (ЗИН РАН), выражает глубокую признательность хранителю коллекции пресноводных моллюсков Л.Л. Ярохнович и инженеру Т.К. Цогоеву (ЗИН РАН) за помощь в работе.

ЛИТЕРАТУРА

Березкина Г.В. и Старобогатов Я.И. 1988. Экология размножения и кладки яиц пресноводных легочных моллюсков. *Труды Зоологического института АН СССР*, **174**: 1–306.

Круглов Н.Д. 1980. Биология размножения пресноводных легочных моллюсков (Pulmonata). *Зоологический журнал*, **59**: 986–995.

Круглов Н.Д. и Солдатенко Е.В. 2000. Новые данные о видах подрода *Gyraulus* рода *Anisus* Европейской части России и сопредельных территорий (Gastropoda: Planorbidae). *Ruthenica*, **10**: 113–120.

Заварзин А.А. 1976. Основы частной цитологии и сравнительной гистологии многоклеточных животных. Наука, Ленинград, 411 с.

Максимова Т.И. и Солдатенко Е.В. 2004. Функциональная морфология и онтогенез копулятивного аппарата некоторых пресноводных гастропод. Сборник докладов по материалам Четвертой научной конференции "Чтения памяти В.В. Станчинского" (19–21 ноября 2004, Смоленск). Смоленский государственный педагогический университет, Смоленск: 414–420.

Ситникова Т.Я. и Тахтеев В.В. 2006. Брюхоногие моллюски (Gastropoda) из горячих источников Прибайкалья. *Труды Биолого-почвенного факультета Иркутского Государственного Университета*, **6**: 137–150.

Солдатенко Е.В. 2007. Онтогенез копулятивного аппарата у моллюсков рода *Segmentina* (Gastropoda: Pulmonata: Planorbidae). Сборник научных работ по материалам Седьмого (XVI) совещания по изучению моллюсков (14–17 ноября 2006, Санкт-Петербург). ЗИН РАН, Санкт-Петербург: 246–248.

Солдатенко Е.В. и Ситникова Т.Я. 2009. Особенности строения стилетов моллюсков родов *Gyraulus* и *Choanomphalus* (Pulmonata: Planorbidae). *Труды Зоологического института РАН*, **313**: 68–73.

Стадниченко А.П. 1990. Фауна Украины. Моллюски. Прудовиковообразные (пузырчиковые, витусиковые, катушковые). Наукова думка, Киев, 292 с.

Старобогатов Я.И. 1958. Система и филогения Planorbidae (Gastropoda Pulmonata). *Бюллетень Московского общества испытателей природы*, **63**: 37–53.

Старобогатов Я.И. 1967. К построению системы пресноводных легочных моллюсков. *Труды Зоологического института АН СССР*, **42**: 280–304.

Albrecht C., Kuhn K. and Streit B. 2007. A molecular phylogeny of Planorboidea (Gastropoda, Pulmonata): insights from enhanced taxon sampling. *Zoologica Scripta*, **36**: 27–39.

Baker F.C. 1945. Molluscan family Planorbidae. University of Illinois Press, Urbana, 530 p.

Brown D. S. and Mandahl-Barth G. 1973. Two new genera of Planorbidae from Africa and Madagascar. *Proceedings of the Malacological Society of London,* **40**: 287–302.

Brown D. 1998. Freshwater snails of the genus *Gyraulus* (Planorbidae) in Australia: the taxa of Tasmania. *Molluscan Research*, **19**: 105–154.

Brown D. 2001. Taxonomy, biography and phylogeny of the non-lacustrine African freshwater snails belonging to the genera *Ceratophallus* and *Afrogyrus* (Mollusca: Planorbidae). *Journal of Zoology. Zoological Society of London*, **255**: 55–82.

Chin-Tsong Lo. 1967. Life history of the snail, *Segmentina hemisphaerula* (Benson), and its experimental infection with *Fasciolopsis buski* (Lankester). *Jornal of Parasitology*, **53**: 735–738.

Hubendick B. 1955. Phylogeny in the Planorbidae. *Transactions of the Zoological Society of London,* **28**: 453–542.

Hubendick B. 1958. The development of the penial stylet in *Gyraulus* (Moll. Pulm.). *Arkiv för Zoologi*, **11**: 427–429.

Hubendick B. and Radoman P. 1959. Studies on the *Gyraulus* species of Lake Ochrid. Morphology. *Arkiv för Zoologi*, **12**: 223–243.

Hudec V. 1967. Bemerkungen zur Anatomie von Arten aus der Gattung *Anisus* Studer, 1820, aus slowakischen Populationen (Mollusca, Pulmonata). *Biologia* (*Bratislava*), **22**: 345–364.

Jong-Brink M. de, Wit A. de, Kraal G., Boer H.H. 1976. A light and electron microscope study on oogenesis in the freshwater pulmonate snail *Biomphalaria glabrata*. *Cell Tissue Research*, **171**: 195–219.

Meier-Brook C. 1983. Taxonomic studies on *Gyraulus* (Gastropoda: Planorbidae). *Malacologia*, **24**: 1–113.

Prosorova L.A. and Starobogatov Y.I. 1997. New species of the subgenus *Gyraulus* of the genus *Anisus* and *Gyraulus*-similar forms from Asiatic Russia (with notes on the classification of the genera *Anisus* and *Choanomphalus*) (Gastropoda: Planorbidae). *Ruthenica*, **7**: 39–50.

Richards C.S. 1962. Related development of the male reproductive system in a Floride *Gyraulus*. *Transactions of the American microscopical society*, **81**: 347–351.

Röepstorf P. and Riedel F. 2004. Deepwater gastropods endemic to lake Baikal and sem study on protoconchs and Radulae. *Journal of Conchology*, **38**: 253–282.

Soos A. 1935. Morphologie and Histologie des Geschlechtsapparates der ungarischen *Planorbis*-Arten. *Allattani Közlemények* (*Budapest*), **32**: 21–46.